Vestnik zoologii, **35**(6): 3–12, 2001
© В. П. Шарпило, 2001

УДК 595.131 : 591.557.8

ПАРАТЕНИЧЕСКИЙ ПАРАЗИТИЗМ У НЕМАТОМОРФ (CEPHALORHYNCHA, NEMATOMORPHA)

В. П. Шарпило

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина

Получено 22 мая 2001

Паратенический паразитизм у нематоморф (Cephalorhyncha, Nematomorpha). Шарпило В. П. — На основе анализа фактических данных, касающихся жизненных циклов нематоморф, подтверждена способность инвазионных личинок этих паразитов к паратеническому паразитизму. Приведен состав паратенических хозяев — беспозвоночных и позвоночных, впервые оценена степень распространения паратенического паразитизма у нематоморф и дана оценка роли этих хозяев в трансмиссии личинок. Облигатные хозяева, участвующие в жизненных циклах нематоморф, именуются псевдодефинитивными. В них нематоморфы не достигают половой зрелости, оставаясь в преадультном состоянии до выхода в воду.

Ключевые слова: Nematomorpha, паратенический паразитизм, паратенические хозяева.

Paratenic Parasitism in Nematomorphs (Cephalorhyncha, Nematomorpha). Sharpilo V. P. — Based on the analysis of available data, the ability of nematomorph infective larvae to paratenic parasitism was confirmed. Distribution of paratenic parasitism among nematomorphs was estimated for the first time. The range of vertebrate and invertebrate paratenic hosts of these parasites is indicated with estimation of the role of certain paratenic hosts in the transmission. A new term "pseudodefinitive host" is applied to the obligatory hosts participating in the life cycles of nematomorphs. Parasite do not reach sexual maturity within these host persisting at the preadult stage until being released into the water.

Key words: Nematomorpha, paratenic parasitism, paratenic hosts.

Введение

Как сейчас уже очевидно, к числу паразитических организмов, которым свойствен паратенический паразитизм, принадлежат и нематоморфы (волосатики) — облигатные паразиты членистоногих. На это, как известно, в свое время указали еще Ч. Жуайе и Ж. Бер (Joyeux, Baer, 1934; Baer, 1952). Однако поскольку концепция паратенического паразитизма, отражающая способность инвазионных личинок паразитических организмов оседать и персистировать в несвойственных им и амфипаратенических хозяевах, развивалась в основном в связи с гельминтами, с жизненными циклами нематоморф эту концепцию обычно не связывали. Во всяком случае, о паратеническом паразитизме у них в подавляющем числе современных публикаций речь не идет. Более того, до сих пор паратенические хозяева инвазионных стадий нематоморф часто ошибочно принимаются за промежуточных хозяев или именуются транспортными, переносчиками и др. Между тем данные о структуре жизненных циклов этих паразитов вполне определенно подтверждают точку зрения Ч. Жуайе и Ж. Бера о способности нематоморф к паратеническому паразитизму и это поддерживается в последнее время некоторыми исследователями (Poinar, 1991).

Материал и терминология

В основу статьи положен анализ публикаций, касающихся жизненных циклов нематоморф в контексте концепции паратенического паразитизма. Использованы следующие основные термины:

- *паратенический хозяин* — хозяин, оказавшись в котором инвазионные стадии паразита, не находя условий для продолжения своего нормального развития до зрелости, оседают в его органах и тканях, где или остаются морфологически неизменными, или подвергаются определенным сдвигам в своем росте и/или развитии и способны персистировать в течение продолжительного времени. Эти хозяева обычно выполняют роль альтернативного источника заражения;
- *эупаратенический хозяин* — хозяин, в котором персистирующие стадии паразита не подвергаются видимым морфологическим изменениям (не растут) и не подвержены сдвигам в развитии (Савинов, 1964 а, б);

- *амфиксенический хозяин* — хозяин, совмещающий функции дефинитивного и паратенического хозяев для одного и того же паразита (Shoop, Corcum, 1987);
- *псевдодефинитивный хозяин* — применительно к нематоморфам — облигатный хозяин, в котором личинки, достигнув размеров взрослого паразита, остаются на преадультном уровне своего развития;
- *паратенез* — передача (пассаж) инвазионных стадий от одного паратенического хозяина к другому (Beaver, 1969; Anderson, 1992).

Распространение паратенического паразитизма у нематоморф и участие паратенических хозяев в трансмиссии их инвазионных личинок

У нематоморф паратенический паразитизм оказался достаточно обычным явлением. Среди, например, пресноводных форм этих паразитов рассматриваемое явление зарегистрировано, по нашим данным, у представителей всех отрядов и семейств и трети родов. К их числу принадлежат, в частности, роды *Gordius, Chordodes, Euchordodes, Neochordodes, Parachordodes* и *Paragordius.* Не исключено, что поскольку препаразитические личинки у различных групп нематоморф очень сходны (Schmidt-Rhaesa, 2000), паратенический паразитизм может оказаться свойственным, как нам представляется, всем или, по крайней мере, большинству родов и видов этой группы паразитов, включая, возможно, и морские.

Круг паратенических (эупаратенических) хозяев у нематоморф очень широк и включает представителей различных классов водных беспозвоночных и даже позвоночных животных (список приводится ниже). В основе этого лежит свойственная личинкам относительно широкая гостальная специфичность и, что не

Хозяева личинок нематоморф

Plathelminthes	Trematoda	Lejdig, 1853; Cort, 1915; Fischthal, 1942; Dollfus, 1946; Blair, 1983
Annelida	Oligochaeta	Meissner, 1856; Villot, 1874; Southern, 1907; Müller, 1920; Woodhead, 1950*
	Hirudinea**	Villot, 1874, 1891
Arthropoda	Copepoda	Meissner, 1956; Villot, 1874, 1880; Leidy, 1879; Linstow, 1883
	Insecta	
	Diplura	Bareth, 1974 a, b
	Trichoptera	Meissner, 1856; Villot, 1880; Linstow, 1891; Dorier, 1930; White, 1966; Poinar, 1991
	Ephemeroptera	Meissner, 1856; Villot, 1880; Linstow, 1883, 1891 b; Dorier, 1930; Montgomeri, 1899; Inoue, 1962; White, 1966, 1969; Poinar, 1991
	Heteroptera	White, 1969
	Megaloptera	Linstow, 1891, 1898; Poinar, 1991
	Diptera	Meissner, 1856; Linstow, 1874; Müller, 1920; Svabenik, 1925; Кирьянова, 1951; Inoue, 1962; White, 1969; Poinar, Doelman, 1974; Poinar, 1991
	Plecoptera	Poinar, 1991
	Coleoptera	Hanelt, Janovy, 1999
Mollusca	Gastropoda	Meissner, 1856; Villot, 1874, 1880, 1891; Linstow, 1877, 1883, 1884, 1891 b; Leidy, 1878; Müller, 1920; B. Chitwood, M. Chitwood, 1937; Dorier, 1930
Vertebrata	Cyclostomata	Villot, 1874, 1881, 1891; Camerano, 1897 a, b; Linstow, 1883, 1891 a, 1898; Dorier, 1930; Зехнов, 1956; Malmqvist, Moravec, 1978
	Gnathostomata	
	Osteichtyes	Villot, 1874, 1880, 1891; Linstow, 1883, 1884, 1891 a; Camerano, 1887 a, b; Inoue, 1960; Poinar, Doelman, 1974; Blair, 1983; Sokolov, Spiridonov, 1998
	Amphibia	Leydig, 1853; Meissner, 1856; Villot, 1880, 1883; Blunk, 1922; Inoue, 1960; Зехнов, 1967; Poinar, Doelman, 1974
	Reptilia	Зехнов, 1963

* Личинки нематоморф ошибочно приняты за личинок нематод (Schmidt-Rhaessa, 1997).
** Пиявки могут быть и псевдодефинитивным хозяином. По имеющимся наблюдениям (Sawyer, 1971) субадультные нематоморфы выходили наружу через стенку тела у двух видов пиявок в южной Калифорнии.

менее важно, их способность к паратенезу: при наличии в водоеме животных различных трофических уровней заражение одних паратенических хозяев от других явление обычное. Это подтверждено и экспериментально на некоторых видах нематоморф (Svabenik, 1925; Dorier, 1930 и др.)

Среди беспозвоночных наиболее обычными паратеническими хозяевами нематоморф, по данным многих авторов, начиная с А. Грабе и Г. Мейснера (Grube, 1849; Meissner, 1856), являются личинки развивающихся в воде насекомых: поденки, веснянки, вислокрылки, ручейники, двукрылые и др. Зараженность их колеблется в широких пределах в зависимости от вида хозяина, характера водоема, численности псевдодефинитивных хозяев и др. и может быть очень высокой. В Таджикистане (окр. Душанбе), например, наблюдалось масовое (достигающее 100%) заражение личинками нематоморф мотыля (сем. Chironomidae) и других водных беспозвоночных. У некоторых из личинок насчитывали десятки личинок паразитов (Кирьянова, 1951). В водоемах Новой Зеландии личинки нематоморф были обнаружены у всех из исследованных личинок поденок, веснянок, ручейников и др. При этом интенсивность инвазии достигала десятков и даже сотен особей (Poinar, 1991). Судя по всему, именно через насекомых идет основной поток личинок к псевдодефинитивным хозяевам, в которых личинки развиваются до субадультного состояния.

Из других групп пресноводных беспозвоночных в качестве паратенических хозяев нематоморф, судя по естественному и экспериментальному их заражению, могут выступать также ракообразные — циклопы, олигохеты, пиявки и брюхоногие моллюски. У этих животных личинки нематоморф встречаются обычно относительно реже. Следует обратить внимание, что пиявки могут служить не только паратеническим, но и псевдодефинитивным хозяином. Выход из их тела субадультных нематоморф наблюдался в частности у *Etpopdella punctata* и *Mooreobdella microstoma* в южной Калифорнии (США) (Sawyer, 1971).

Среди позвоночных как паратенические хозяева нематоморф известны круглоротые — личинки миног (пескоройки), рыбы, амфибии и даже рептилии — змеи (Зехнов, 1963). Сообщалось о находках нематоморф и у человека (см. Schmidt-Rhaesa, 1997).

Имеющиеся данные о степени зараженности личинками нематоморф позвоночных касаются в основном круглоротых и рыб. Так, например, зараженность пескороек *Lampetra planeri* и *L. fluviatilis* личинками *Gordius aquaticus* в водоемах южной Швеции колеблется от 32% до почти 90% при средней интенсивности инвазии 6,7 экз. (максимально до 62 экз.) личинок в одном хозяине (Malmqvist, Moravec, 1978). В одной из рек Белоруссии заражение *Gordius* sp. пескороек и взрослых особей *L. planeri* достигает 82—100% при максимальной интенсивности инвазии до 160 экз. личинок (Зехнов, 1956). У рыб личинки нематоморф в целом встречаются, вероятно, реже. В одной из речек близ г. Твери (европейская Россия), например, личинки *Gordius albopunctatus* найдены у единичных особей таких видов рыб, как *Rutilus rutilus* (у 1 из 12), *Gobio gobio* (у 1 из 4), *Nemachilus barbatus* (у 1 из 4), *Leucaspius delineatus* (у 1 из 57). Интенсивность инвазии в целом низкая (1—9 экз.), хотя у *N. barbatus* в одной особи хозяина было обнаружено несколько сот инцистированных личинок (Sokolov, Spiridonov, 1998).

Следует обратить внимание, что наряду со свободноживущими животными известны неоднократные находки личинок нематоморф и у паразитических организмов (гиперпаразитизм), в частности у плоских червей — трематод, локализирующихся в пищеварительном тракте рыб и амфибий (Leydig, 1853; Cort, 1915; Fischthal, 1942; Dollfus, 1946; Blair, 1983). Причем эти животные-хозяева и сами могут быть заражены этими же личинками (Blair, 1983).

Заражение паратенических хозяев нематоморф происходит как пассивно (перорально), так и активно (через покровы тела). Личинки таких видов, как *Gordius aquaticus*, *Chordodes japonicus*, *Neochordodes occidentalis* и др., судя по экспериментальным данным, проникают в личинок хирономид, кулицид и других членистоногих лишь пассивно, в результате их заглатывания (Dorier, 1930; Inoue, 1960; Poinar, Doelman, 1974). Личинки же *Gordius tolosanus*, как экспериментально установил Я. Швабеник (Svabenik, 1925), в личинок хирономид «вбуравливаются» через истонченные участки покровов, особенно конечностей. Такое, активное, проникновение личинок в эксперименте наблюдали и другие авторы (Meissner, 1856; Linstow, 1891). В отличие от беспозвоночных, паратенические хозяева — позвоночные — заражаются, вероятно, лишь перорально.

Личинки нематоморф, заразившие паратенических хозяев, вне зависимости от пути проникновения, в случае если эти хозяева становятся жертвой другого паратенического хозяина, способны оседать в них (реинцистироваться). Такие, вторичные, паратенические хозяева реально существуют, что нашло и экспериментальное подтверждение (Dorier, 1930 и др.). Мы не исключаем, что личинки нематоморф, подобно личинкам гельминтов, осуществляют и неоднократные пассажи по пищевой цепи от одного паратенического хозяина к другому (паратенез). Косвенным подтверждением этого служат находки личинок у наземных рептилий — змей *Vipera berus* (Зехнов, 1963), заражение которых могло произойти от амфибий, заразившихся в свою очередь от беспозвоночных — паратенических хозяев. В немалой степени, подчеркнем еще раз, что и благодаря паратенезу круг паратенических хозяев нематоморф среди гидробионтов оказывается очень широким.

Проникшие в паратенического хозяина, равно как и в хозяина, в котором они развиваются до преадультного состояния, личинки нематоморф пенетрируют их кишечную стенку и уже через несколько десятков минут оказываются в гемоцеле. Отсюда, если их развитие не может происходить, они мигрируют и оседают в жировой ткани, мышцах и т. п. (рис. 1) Последнее прослежено на личинках *Neochordodes occidentalis* в процессе заражения ими различных водных насекомых (Poinar, Doelman, 1974). Пенетрация личинкой кишечной стенки хозяина, как и проникновение через покровы тела, обеспечивается мощным пенетральным аппаратом (рис. 1, *б*, *в*). Это прежде всего своеобразный таранный орган — хоботок (интроверт). Вершина его несет зубчатые образования, сидящие на концах трех кутикулярных подвижных стержней (спикул), средняя же часть хоботка вооружена подвижными крючковидными образованиями (скалидами). Важную роль в процессе пенетрации покровов хозяина и тканевой миграции личинок играет и секрет пенетральной железы (ее функцию выполняет редуцированный кишечник), проток которой открывается на вершине ротового конуса — передней части хоботка личинки (Малахов, Адрианов, 1995). Движением вооруженного хоботка с одновременным лизированием тканей секретом пенетральной железы и достигается продвижение личинки через тканевые барьеры.

Осевшие в различных органах и тканях паратенического хозяина личинки нематоморф обычно инцистируются. Инцистирование осуществляется за счет секрета другой — колбовидной железы, открывающейся на заднем конце тела личинки. Кстати, у большинства видов нематоморф личинки могут инцистироваться и непосредственно в воде, и в этом состоянии, в отличие от неинцистированных, живут более продолжительное время. В организме же паратенических хозяев — беспозвоночных — личинки в инцистированном состоянии остаются живыми не меньше года (Svabenik, 1925; Филипьев, 1934) и, следовательно, способны успешно перезимовать. Заметим, что после метаморфоза хозяина-насекомого инцистированные в нем личинки остаются жизнеспособными и ин-

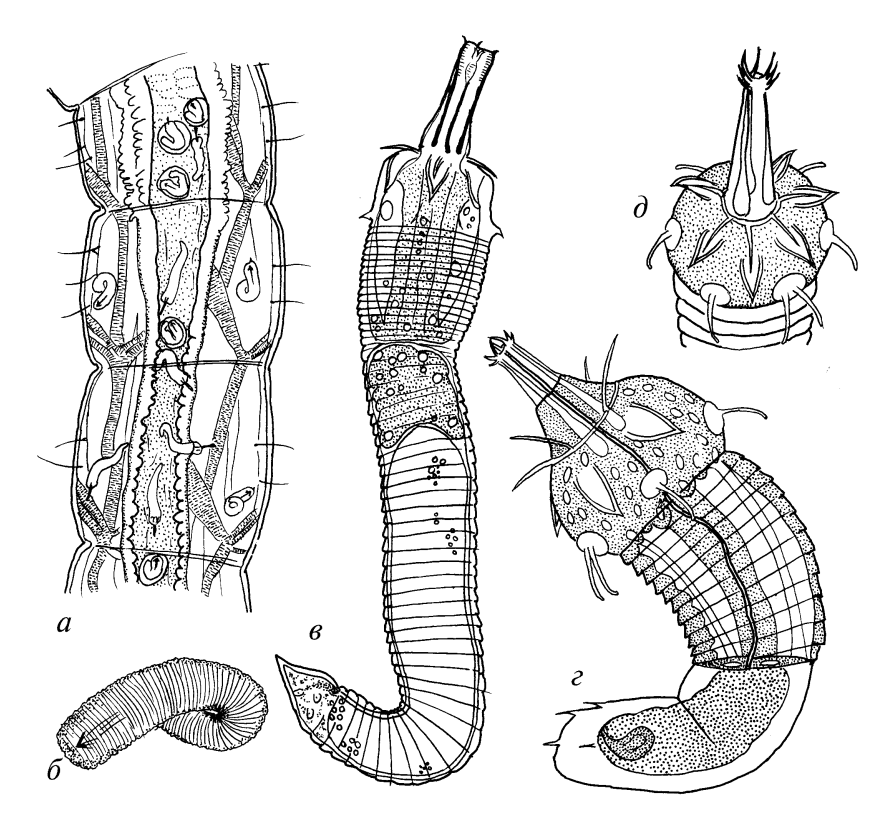


Рис. 1. Инвазионные личинки *Gordius aquaticus* (*а* — в кишечнике и полости тела хирономиды — паратенического хозяина; *б, в* — общий вид) и *Gordius senkoi* (*г* — общий вид; *д* — передний конец); *а*, *б*, *в* — по: Dorier, 1930; *г*, *д* — по: Малахов, Адрианов, 1995.

Fig. 1. Infective larvae of *Gordius aquaticus* (*а* — in the intestine and body cavity of chironomid paratenic host; *б, в* — general view) and *Gordius senkoi* (*г* — general view, *д* — anterior end).

вазионными. В результате паратеническими хозяевами нематоморф оказываются и имагинальные формы насекомых, которые после вылета из водоема становятся источником заражения различных наземных видов хозяев. Это в полной мере относится и к прошедшим метаморфоз амфибиям, заражение которых происходит в основном на стадии головастика.

Личинки нематоморф, персистирующие в паратенических хозяевах, остаются морфологически неизменными, т. е. не растут и не развиваются даже после многомесячного паразитирования. Экспериментально это установлено, в частности, у личинок *G. tolosamus* (Svabenik, 1925). Возможно, что у рассматриваемой группы паразитов отсутствие роста и развития связано с миниатюризацией инвазионных личинок, вызванной необходимостью тканевой миграции (длина их всего 0,053–0,125 мм). Вероятно, такой размерный класс личинок обеспечивает проникновение их в тело хозяев-членистоногих и без особых последствий для хозяина позволяет осуществлять в них миграцию в различные органы и ткани.

Паратенические хозяева-насекомые — источник заражения не только других, вторичных, паратенических хозяев (водных и наземных), но и псевдодефинитивных хозяев, которыми служат главным образом различные, в основном хищные, обитающие близ водоема наземные членистоногие. В их числе известны многоножки (Chilopoda, Diplopoda), но, главным образом — представители таких отрядов насекомых, преимущественно наземных, как жуки и прямокрылые. Не случайно еще A. Dorier (1930) подчеркивал, что нематоморфы являются в немалой степени паразитами наземных беспозвоночных животных. Это харак-

терно для всех нематоморф за исключением морских видов рода *Nectonema* (Schmidt-Rhaesa, 2000).

Хозяева, в которых личинки развиваются до преадультного состояния (псевдодефинитивные хозяева), в жизненных циклах нематоморф играют ключевую роль. В отличие от паратенических хозяев, участие которых в жизненных циклах необязательно, они являются облигатным звеном. Развившиеся в их полости тела личинки, достигнув размера взрослой особи, но оставаясь еще незрелыми, покидают своего хозяина. Оказавшись в воде, они созревают и приступают к размножению.

Жизненный цикл пресноводных нематоморф выглядит так, как это показано на рисунке 2. Две трети года при этом личинка ведет паразитический образ жизни, развиваясь за это время в псевдодефинитивных хозяевах до преадультного состояния. Личинки же, паразитирующие в паратенических хозяевах, остаются морфологически неизменными и могут сохранять жизнеспособность месяцы, а возможно (у позвоночных хозяев) и годы.

В современных условиях основными облигатными хозяевами нематоморф, в которых происходит развитие личинок, служат, как отмечалось, в основном наземные беспозвоночные, заражение которых в естественных условиях становится возможным только от паратенических хозяев. Однако в эксперименте заражение этих хозяев удается осуществить, как это установлено для *Gordius robustus*, *Paragordius varius* и *Chordodes japonicus*, и непосредственно инвазионными личинками (May, 1919; Dorier, 1930; Inoue, 1962; Poinar, Doelman, 1974). Поскольку облигатными хозяевами могут быть водные жуки и пиявки, не исключено, что первоначально ведущую роль в качестве облигатных псевдодефинитивных хозяев могли играть именно водные беспозвоночные. Только с развитием у личинок нематоморф способности к паратеническому паразитизму и появлением паратенических хозяев как трансмиссионного звена, в качестве облигатных, псевдодефинитивных, хозяев были освоены наземные виды членистоногих — зоофагов. Можно, таким образом, заключить, что именно благодаря паратеническим хозяевам стала возможной наземная часть жизненного цикла и пресноводные нематоморфы «вышли» на сушу.

Если широкое участие беспозвоночных в трансмиссии инвазионных личинок нематоморф достаточно очевидно, то об оценке роли позвоночных, в частности рыб, круглоротых и амфибий, говорить труднее. Неясно, например, способны ли препаразитические личинки нематоморф активно проникать в этих хозяев или пассивный (пероральный) путь их заражения, в том числе с участием паратенических хозяев, является все же основным. Это, кстати, более вероятно (Villot, 1874). Неясно также, что происходит при множественном проникновении личинок в облигатного (псевдодефинитивного) хозяина: погибает ли их большая часть, или она инцистируются как и в паратенических хозяевах? Другими словами, не может ли этот хозяин быть амфипаратеническим? Еще более важно знать, участвуют ли рыбы, круглоротые и амфибии в трансмиссии личинок нематоморф псевдодефинитивным хозяевам в природных условиях. Известно, что в эксперименте личинками нематоморф заразить личинок плавунцов при кормлении их головастиками удавалось (Blunck, 1922). Личинки ручейников (рода *Stenophylax*) однажды полностью съели погибшую пескоройку, находящуюся вместе с ними в аквариуме (Dorier, 1930). Можно предполагать, что присутствие в водоемах крупных хищников — плавунцов (*Dytiscus* spp.) и водолюбов (*Hydrous* spp.) и их хищных личинок, нападающих на мальков, мелких рыбешек и головастиков, делает их заражение от этих паратенических хозяев вполне вероятным. Столь же вероятно, что в прошлом, когда существовали и еще более крупные водные хищные насекомые, заражение их могло происходить и от указанных позвоночных (живых или погибших).

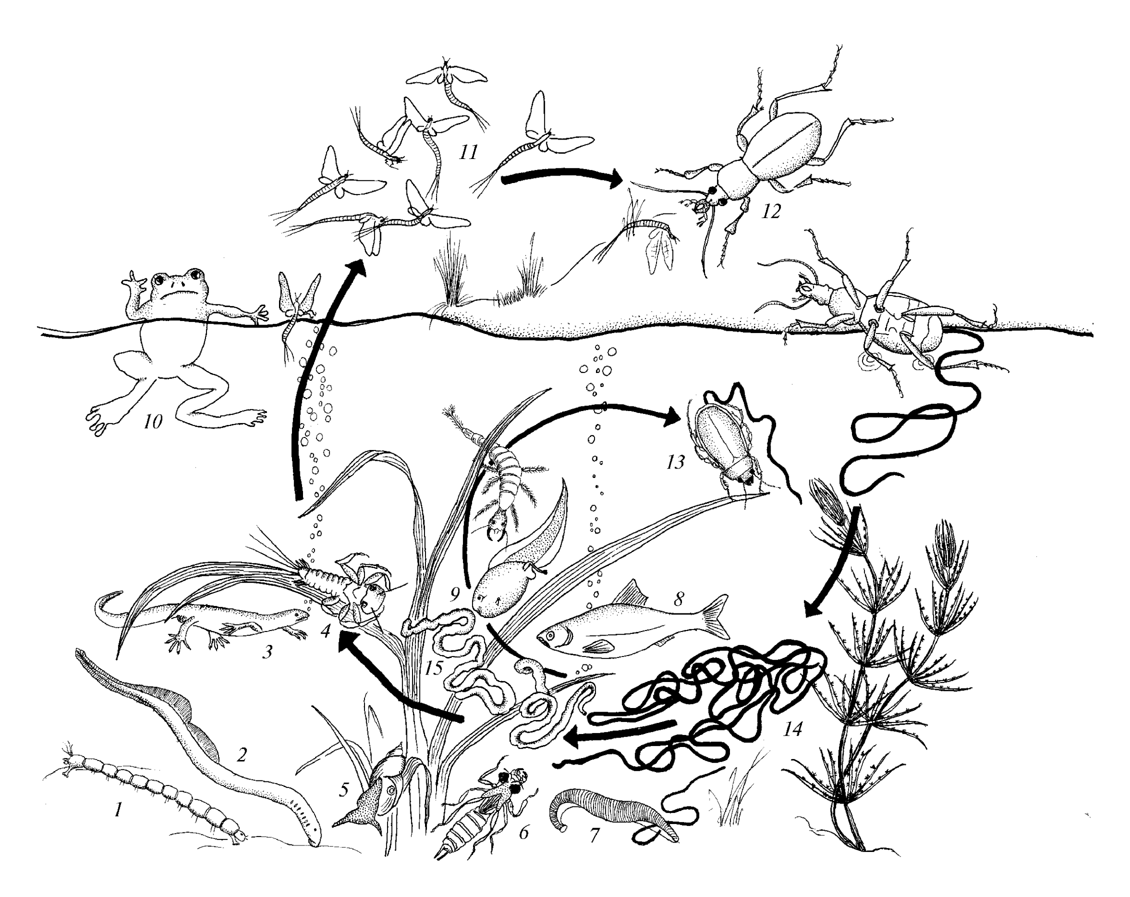


Рис. 2. Жизненный цикл пресноводных нематоморф (волосатиков): *1–6, 8–11* — паратенические хозяева; *7, 12, 13* — хозяева, в которых личинки развиваются до преадультного состояния (псевдодефинитивные хозяева); *14* — взрослые ♂ и ♀; *15* — яйцекладка волосатиков.

Fig 2. Life cycle of fresh-water nematomorphs (hair worms): *1–6, 8–11* — paratenic hosts; *7, 12, 13* — hosts in which the larvae developed up to preadult stage (pseudodefinitive hosts); *14* — adult ♂ and ♀ of the hair worms; *15* — egg string of the hair worms.

Есть, однако, среди паратенических хозяев рассматриваемой группы паразитов и такие, которые, будучи зараженными личинками нематоморф, по тем или иным причинам не используются вообще или используются редко в пищу другими компонентами сообщества и поэтому не могут служить источником заражения нематофорами. К их числу прежде всего должны быть отнесены наземные рептилии, взрослые амфибии, а среди водных беспозвоночных, возможно, крупные особи моллюсков, пиявки и др. Такие паратенические хозяева, кстати, известны не только у нематоморф, но и у многих гельминтов, связанных и с водными, и с наземными сообществами. Выводя персистирующих личинок из циркуляционного русла, эти хозяева фактически становятся своеобразными экологическими ловушками — paratenic trap hosts (Шарпило, 1979; Шарпило, Ткач и др., 1996). Наличие у нематоморф таких хозяев-ловушек лишний раз подчеркивает возможность того, что потоки инвазионных личинок могут направляться по пути, ведущему и в тупик. Учитывая в целом достаточно широкую гостальность личинок, существование хозяев-ловушек и у нематоморф можно считать явлением достаточно закономерным и даже неизбежным.

В эволюции нематоморф и формировании их жизненных циклов, прежде всего их наземной части, паратенические хозяева, судя по всему, как трансмиссиионное звено сыграли исключительно важную экологическую роль. Вполне красноречиво свидетельствует об этом сам факт распространенности паратениче-

ского паразитизма у нематоморф и участие в их жизненных циклах различных систематических групп паратенических хозяев. Собственно, только благодаря паратеническим хозяевам стало возможным освоение этой группой паразитов наземных псевдодефинитивных хозяев, в которых личинки развиваются и благодаря которым поддерживается само существование нематоморф как паразитических организмов и сегодня. Будучи, как известно, древней группой паразитов, нематоморфы уже в эоцене (40—50 млн. лет назад) имели современный облик, корни же их уходят в значительно более глубокое геологическое время (Poinar, 1991).

Подчеркнем еще раз, что известны случаи нахождения нематоморф и у человека. Большинство из них касаются взрослых паразитов, выходивших при рвоте и обнаруживаемых в кале. Возможны следующие пути проникновения этих паразитов в человека: а) заглатывание непосредственно личинок и взрослых особей с водой из естественных водоемов; б) заглатывание паратенических хозяев с пищей (Schmidt-Rhaesa, 1997). Развитие паразита в организме человека маловероятно, однако персистирование личинок определенное время исключить нельзя.

Заключение

Паратенический паразитизм — достаточно широко распространенное явление среди нематоморф. Персистирующие в паратенических хозяевах инвазионные личинки этих паразитов не подвержены опережающему росту и развитию. Нематоморфам, следовательно, свойствен эупаратенический паразитизм, а хозяева их инвазионных личинок принадлежат к категории эупаратенических паратенических хозяев. Промежуточных хозяев у нематоморф нет. В числе же паратенических хозяев — важного трансмиссионного звена представлены водные и развивающиеся в воде беспозвоночные (насекомые, как личинки, так и имаго, покидающие водоем после метаморфоза, постоянно живущие в водной среде насекомые, а также моллюски, олигохеты, пиявки и др.) и позвоночные (круглоротые, рыбы, амфибии, рептилии). Возможно заражение нематоморфами и человека. Большинство из беспозвоночных — паратенических хозяев являются активным трансмиссивным звеном и источником заражения различных членистоногих, в том числе псевдодефинитивных хозяев, в которых развитие личинки идет до преимагинального состояния, а также других (вторичных) паратенических хозяев (следствие паратенеза). Способность инвазионных личинок к паратенезу создает предпосылки для их рассредоточения среди различных водных животных, что в конечном счете повышает вероятность заражения псевдодефинитивных хозяев, представленных в основном наземными видами хищных жуков, прямокрылыми, диплоподами и др. В свое время было загадкой, как заражаются наземные животные нематофорами, которые связаны в своем развитии с водной средой? Сегодня уже очевидно, что эту роль выполняют паратенические хозяева — насекомые, покидающие водоем после метаморфоза. Среди паратенических хозяев нематоморф есть, однако, и такие виды, которые, не могут служить источником заражения ни облигатных, ни вторичных паратенических хозяев, так как не являются их пищевыми объектами. Выводя личинок из циркуляции, такие хозяева становятся своеобразными хозяевами-ловушками (paratenic trap hosts).

Есть основание считать, что в целом паратенические хозяева нематоморф как трансмиссионное звено сыграли ключевую роль в становлении жизненных циклов этих паразитов, определив в конечном счете историческую судьбу этой реликтовой группы паразитических организмов, дошедших до нашего времени из других исторических эпох.

Благодарности

Благодарю моих коллег — В. В. Корнюшина и А. Н. Пиндруса, с которыми я имел возможность обсудить многие вопросы, связанные с рассматриваемой проблемой; В. В. Ткача и Р. В. Саламатина, благодаря которым я смог ознакомиться с некоторыми недоступными мне публикациями, касающимися нематоморф, а также Н. Я. Белик за ее скрупулезный труд в процессе подготовки статьи к печати. Считаю нужным с благодарностью отметить огромную помощь коллектива библиотеки Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины во главе с Л. М. Ластиковой, оказанную мне в подборе литературы и разрешении некоторых библиографических вопросов.

Зехнов М. И. Паразитофауна миног (Сообщение 1) // Уч. зап. Витеб. вет. ин-та. — 1956. — 14. — С. 187—191.
Зехнов М. И. Гельминтофауна обыкновенной гадюки // Материалы науч. конф. ВОГ. — М., 1963. — Ч. 1. — С. 107—108.
Зехнов М. И. Материалы к гельминтофауне обыкновенного тритона Triturus vulgaris L. в БССР // Пробл. паразитологии : Тез. докл. 5 науч. конф. УРНОП. — Киев : Наук. думка, 1967. — С. 153—154.
Кирьянова Е. С. Биология волосатиков и методы их исследования // Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР. — М. : Изд. АН СССР, 1951. — **1.** — С. 139—142.
Малахов В. В., Адрианов А. В. Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства. — KMK Scientific Press Ltd. — М., 1995. — 200 с.
Савинов В. А. Некоторые общие закономерности стадийного развития гельминтов и его возникновение в филогенезе // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. — 1964 а. — **31**. — С. 143—180.
Савинов В. А. Общие закономерности онтогенеза гельминтов и классификация хозяинно-паразитных отношений // Уч. зап. Калинин. пед. ин-та. — 1964 б. — С. 181—282.
Филипьев И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. — М. ; Л. : Сельхозгиз, 1934. — 440 с.
Шарпило В. П. О биологической сущности резервуарного паразитизма и его значение в эволюции жизненных циклов гельминтов // Вестн. зоологии. — 1979. — № 1. — С. 3—13.
Шарпило В. П., Ткач В. В., Лисицына О. И. Паратенический паразитизм и «хозяева-ловушки» // Паразитологія в Україні : Матеріали ювел. конф. УНТП. — Київ, 1996. — С. 111—118.
Anderson R. C. The origins of zooparasitic nematodes // Can. J. Zool. — 1984. — **62**, N 3. — P. 317—328.
Anderson R. C. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission. — C. A. B. Intern. — 1992. — 578 p.
Baer J. G. Ecology of animal parasites // Urbana Univ. Illinois Press, 1952. — 224 p.
Bareth C. Kystes et larves de Gordiaces chez 3 speches de campodes cavernicoles // Bull. Soc. Zool. France. — 1974 a. — **99**, N 2. — P. 274.
Bareth C. Precence de kystes et de larves de Gordiaces chez plusieur especes de campodes cavernicoles (Diploures, Campodeides) // Ann. Speleol. — 1974 b. — **29**. — P. 657—662.
Beaver P. C. The nature visceral larva migrans // J. Parasitol. — 1969. — **55**, N 1. — P. 3—12.
Blair D. Larval horsehair worms (Nematomorpha) from the tissues of native freshwater fish in New Zealand // New Zealand J. Zool. — 1983. — **10**, N 4. — P. 341—344.
Blunck H. Die Lebensgeschichte der im Gelbrand schmarotzenden Saitenwurmer // Zool. Anz. — 1922. — **54**, N 5—6. — S 11—132; **54**, N 7—8. — S. 145—162.
Camerano L. Observation sur les Gordius // Arch. Ital. Biol. — 1897 a. — **9**, N 1. — P. 59.
Camerano L. Monografia dei Gordii // Mem. Rend. Accad. Sci. Torino, 1897б. — **47**. — Ser. 2. — P. 339—419.
Chitwood B. G., Chitwood M. B. Snails as hosts and carriers of nematodes and nematomorpha // Nautilus. — 1937. — 50, N 4. — P. 130—135.
Cort W. W. Gordius larvae parasitic in a trematode // J. Parasitol. — 1915. — **1**, N 4. — P. 198—199.
Dollfus R. Ph. Parasites (animaux et vegetaux) des helminthes, hyperparasites, ennemis et predateurs des helminthes parasites et des helminthes parasites et des helminthes libres. Essai de compilation methodique. — Paris, 1946. — 481 p.
Dorier A. L'evolution regressive des kystes formes par les larves de Gordius dans la Lamproie de Planer // Ass. Franc. Avance. Sci. C. R. Grenoble, 1926. — P. 400—402.
Dorier A. Recherches biologiques et systematiques sur les Gordiaces // Univ. Grenoble. — 1930. — 183 p. (Extrait. Trav. Labor. Hydrobiol. et Piscicult. Univ. Grenoble. — 1930. — **22**. — P. 1—183p.).
Fischthal J. H. A Paragordius larva (Gordiacea) in a trematode // J. Parasitol. — 1942. — **28**, N 2. — P. 167.
Grube A. E. Ueber einige Anguillulen und die Entwicklung von Gordius aquaticus // Arch. Naturg. — Berlin, 1849. — **1**. — S. 358—375.
Inoue I. Studies on the life history of Chordodes japonensis, a species of Gordiacea. II. On the manner of entry into the aquatic insect-larvae of Chordodes larvae // Annot. Zool. Jap. — 1960. — **33**, N 2. — P. 132—141.
Inoue I. Studies on the life history of Chordodes japonensis, a species of Gordiacea. III. The mode of infection // Annot. Zool. Jap. — 1962. — **35**, N 1. — P. 12—19.

Joyeux Ch., Baer J. G. Les hotes d'attente dans le cycle evolutif des helminthes // Biol. Med. — Paris, 1934. — **24**, N 9. — P. 482–506.
Leidy J. Notices of Gordius in the cookroach and leech // Proc. Acad. Nat. Philad. — 1879. — **30**, N3. — P. 383–384.
Leydig F. Zoologische Notizen. 2. Helminthologisches // Zeitschr. Wiss. Zool. — 1853. — **4**. — S. 382–387.
Linstow O. Helmintologica // Arch. Naturgesch. — 1877. — 43 Jarb. — **1**, N 1. — S. 1–18.
Linstow O. Ueber die Zwischenwirthe des Gorgius aquaticus // Zool. Anz. Leipzig. — 1883. — **6**, N 113. — S. 373–374.
Linstow O. L'evolution des Gordiens // Ann. Sci. Nat. — 1891 a. — **11**. — P. 329–401.
Linstow O. Weitere Beobachtungen an Gordius tolosanus und Mermis // Arch. Micr. Anat. — 1891 b. — **37**, N 2. — P. 239–249.
Linstow O. Uber die Entwickelungsgeschichte von Gordius olosanus Duj // Centralbl. Bacter. Parasitenk. — 1891 c. — **9**, N 23. — S. 760–762.
Linstow O. Helminthologische Beobachtungen. Zur Entwicklungsgeschichte von Gordius aquaticus Gmel. // Arch. Mikr. Anat. — 1898. — **51**, N 4. — S. 747–763.
Malmqvist B., Moravec F. Gordius aquaticus larvae found in the lampreys Lampetra planeri (Bloch) and L. fluviatilis (L.) // Folia Parasitol. — 1978. — **25**, N 1. — P. 40.
May H. G. Contribution to the life histories of Gordius robustus Leidy and Paragordius varius (Leidy) // Illin. Biol. Monogr. — 1919. — **5**, N 2. — P. 123–238.
Meissner G. Beitrage zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen // Zeitschr. Wiss. Zool. — 1856. — **7**, N 1–2. — S. 1–140.
Muller G. W. Beobachtungen an Gordius // Zool. Anz. — 1920. — **51**, N 11. — P. 225–229.
Poinar G. O. Hairworm (Nematomorpha: Gordioidea) parasites of New Zealand wetas (Orthoptera: Stenopelmatidae) // Can. J. Zool. — 1991. — **69**, N 6. — P. 1592–1599.
Poinar G. O., Doelman J. J. A reexamination of Neochordodes occidentalis (Montg.) comb. n. (Chordodidae: Gordioidea): larval penetration and defense reaction in Culex pipiens L. // J. Parasitol. — 1974. — **60**, N 2. — P. 327–335.
Sawyer R. T. Erpobdellid leeches as new hosts for the nematomorph, Gordius sp. // J. Parasitol. — 1971. — **57**, N 2. — P. 285.
Schmidt-Rhaesa A. Nematophora //Vopa Suswasserfauna Mitteleur. — Stuttgart ; Jena ; Lubeck ; Ulm, 1997. — 124 p.
Schmidt-Rhaesa A. The life cycle of Nematomorpha bringing some light a dark box // Acta Parasitol. — 2000. — **45**, N 3. — P. 173.
Shoop W. Z., Corkum K. C. Maternal transmission by Alaria marcianae (Trematoda) and the concept of amphiparatenesis // J. Parasitol. — 1987. — **73**, N 1. — P. 110–115.
Sokolov S. G., Spiridonov S. E. Gordiid larvae (Nematomorpha) from inner organs of fresh-water fishes in Tver region, Russia // Вестн. зоологии. — 1998. — **32**, N 4. — C. 32.
Southern R. Contributions to the natural history of Lambay: Nematomorpha // Irish. Nat. — 1907. — P. 84.
Svabenik J. Parasitismus a metamorfosa druhu Gordius tolosanus Duj. // Spisy Prirodov. Fak. Masarykovy Univ. — Brno, 1925. — N 58. — 49 p.
Villot F. Ch. A. Monographie des dragonneaux (genre Gordius, Dujardin) // Arch. Zool. Exper. et Gen. — 1874. — **3**, N 1. — P. 39–72; — N 2. — P. 181–238
Villot F. Ch. A. Sur l'organisation et le developpement des gordiens // Compt. Rend. Acad. Sci. Paris. — 1880. — **90**, N 26. — P. 1569–1571.
Villot F. Ch. A. Nouvelles recherches sur l'organisation et le developpement des gordieus // Ann. Sci. Natur. Zool. — 1881. — **11**, N 3. — P. 1–44.
Villot F. Ch. A. L'evolution des gordiens // Ann. Sci. Nat. Zool. — 1891. — **11**, ser. 7. — P. 329–401.
White D. A. A new host record for Paragordius varicus (Nematoda) // Trans. Amer. Micr. Soc. — 1966. — **85**, N 4. — P. 579.
White D. A. The infection of immature aquatic insects by larval Paragordius (Nematophora) // Great Basin Nat. — 1969. — **29**. — P. 44.
Woodhead A. E. Life history cycle of the giant kidney worm, Dioctophyma renale (Nematoda), of man and many other mammals // Trans. Amer. Micr. Soc. — 1950. — **69**, N 1. — P. 21–46.